



Bioerosión en micromoluscos holocenos del estuario de Bahía Blanca, Argentina

Ester A. FARINATI¹, Jorge O. SPAGNUOLO^{1,2} y Salvador ALIOTTA^{1,2}

Abstract. BIOEROSION ON HOLOCENE MICROMOLLUSCS IN THE BAHÍA BLANCA ESTUARY, ARGENTINA. In spite of their size, micromolluscs can be affected by bioerosive activity of organisms on their valves. Of 107 molluscs species found in Holocene sand shell ridges, 35% (38 species) belong to micromolluscs. Only 22 species show bioerosion on their valves. Among bioerosive structures are borings and etchings. Borings are due to predatory activity by naticid and muricid gastropods done in life of micromolluscs. The holes are circular and truncated cone-shaped. A single complete hole is invariably present on gastropods, while common multiple and uncomplete borings occur on bivalve shells. These borings are assigned to *Oichnus simplex* Bromley and *Oichnus paraboloides* Bromley. Another group of trace fossils is represented by etchings made by cheilostome bryozoans. The pits have elliptical morphology and are uniserially arranged on micromollusc valves; they are assigned to *Leptichnus dromeus* Taylor, Wilson and Bromley and are done either in life as postmortem. From an ethologic point of view the trace fossils have been grouped in two categories: predation structures (*Praedichnia*): *Oichnus simplex* and *Oichnus paraboloides* and dwelling traces (*Domichnia*): *Leptichnus dromeus*.

Resumen. A pesar de su pequeño tamaño, los micromoluscos pueden verse afectados por la actividad bioerosiva sobre sus valvas. En cordones areno-conchilíferos costeros holocenos se determinaron 107 especies de moluscos, de los cuales 38 especies corresponden a micromoluscos. Entre estos últimos, 22 especies muestran signos de bioerosión sobre sus valvas bajo la forma de orificios y grabados. Los orificios debidos a la actividad predatoria de gastrópodos naticidos y murícidos tienen forma circular, cilíndrica o troncocónica y son producidos en vida del animal. Los gastrópodos presentan un único orificio mientras que en los bivalvos hay orificios múltiples e incompletos. Son atribuidos a *Oichnus simplex* Bromley y *Oichnus paraboloides* Bromley. Los grabados realizados por briozoos cheilostomados sobre las valvas de los micromoluscos se asignan a *Leptichnus dromeus* Taylor, Wilson y Bromley y pueden producirse tanto en vida como postmortem. Aparecen como hoyos de forma elíptica y dispuestos uniserialmente. Desde el punto de vista etológico, las trazas fósiles se agrupan en: estructuras de predación (*Praedichnia*): *Oichnus simplex* y *Oichnus paraboloides* y estructuras de habitación (*Domichnia*): *Leptichnus dromeus*.

Key words. Trace fossils. Bioerosion. Borings. Etchings. Micromolluscs. Holocene. Bahía Blanca. Argentina.

Palabras clave. Trazas fósiles. Bioerosión. Orificios. Grabados. Micromoluscos. Holoceno. Bahía Blanca. Argentina.

Introducción

La bioerosión es un mecanismo de alteración tafonómica debido a la acción erosiva de un gran número de organismos que pueden perforar, penetrar, roer, raspar o grabar sobre las superficies de sustratos duros como las rocas, cantos rodados o material esquelético. El trabajo de estos organismos produce trazas fósiles en todas las escalas, desde microscópicas hasta grandes.

La importancia de dichas estructuras en los análisis paleoecológicos y paleobatimétricos ha sido ampliamente demostrada (Boekschoten, 1966; Warme, 1975; Bromley, 1992) y la misma es resaltada por el alto potencial de fosilización y autoctonía de las trazas bioerosivas (Feige y Fürsich, 1991).

Si bien, el estudio de las marcas dejadas sobre las valvas o en las partes esqueléticas de los organismos es de gran utilidad para la comprensión de los fenómenos de coacción y reacción pretéritos, también es necesario un conocimiento profundo del comportamiento actual de los organismos ya que sin el mismo difícilmente puedan proponerse modelos sobre la actividad orgánica ocurrida en el pasado (Martinell, 1989).

Los organismos perforantes e incrustantes utilizan las valvas de los moluscos como un sustrato du-

¹Universidad Nacional del Sur, Departamento de Geología, San Juan 670, 8000 Bahía Blanca, Argentina. farinati@uns.edu.ar

²Instituto Argentino de Oceanografía (CONICET-UNS), Casilla de Correo 804, La Carrindanga Km 7, 8000 Bahía Blanca, Argentina. jospa@criba.edu.ar gmaliott@criba.edu.ar

ro, móvil y temporario que constituye un biotopo ideal para las actividades bioerosivas. Dicha actividad, reflejada en las marcas dejadas sobre las valvas, responde a necesidades de alimentación y refugio.

A pesar de su pequeño tamaño, inferior a los 10 mm, los micromoluscos también se ven afectados por la actividad bioerosiva sobre sus valvas, y en este sentido las estructuras resultantes incluyen orificios y grabados.

Los orificios, generalmente circulares registrados sobre sustratos biogénicos responden a necesidades de alimentación de los gastrópodos carnívoros. Los grabados son estructuras superficiales generadas por organismos epiesclerozoos (Taylor y Wilson, 2003), como los briozoos y responden, en cambio, a necesidades de refugio o vivienda.

El objetivo del presente trabajo es dar a conocer la actividad bioerosiva que afectó a los micromoluscos tanto gastrópodos como bivalvos presentes en los cordones de conchilla holocenos del estuario de Bahía Blanca. Asimismo, determinar los tipos de estructuras resultantes, la finalidad para la que fueron construídas y establecer la evolución tafonómica sufrida por los micromoluscos afectados.

Material

El estuario de Bahía Blanca, ubicado al sur de la provincia de Buenos Aires, se caracteriza por una extensa red de canales y amplias llanuras de marea (figura 1). En su región costera, entre 6-7 m sobre el ni-

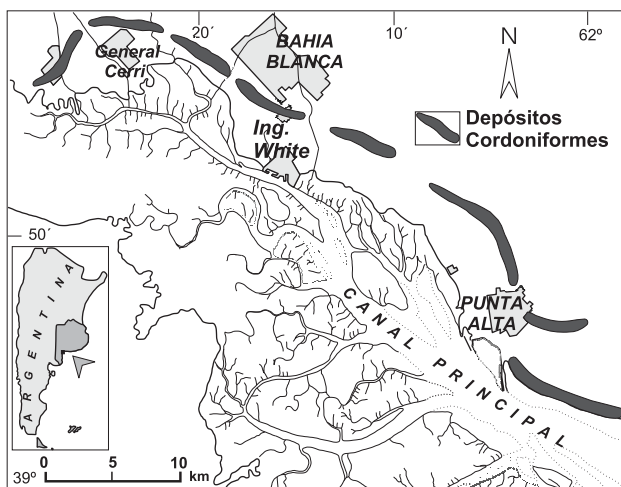


Figura 1. Mapa de ubicación de los cordones holocenos del estuario de Bahía Blanca / location map of the Holocene ridges of the Bahía Blanca Estuary.

vel actual del mar y paralelos a la línea de costa, se dispone una serie de cordones arenosos con una elevada concentración de conchilla que representan el máximo transgresivo holoceno. Numerosas dataciones radimétricas ^{14}C realizadas indican una edad para estos depósitos correspondientes al Holoceno medio-tardío entre 4,5 y 6,5 ka (Farinati, 1985a; González, 1989; Aliotta y Farinati, 1990).

Los cordones se componen de arena mediana a fina, con menos del 10% de limo-arcilla y escasos rodados de cuarcita, limolita, caliche y pumicita. Presentan estratos paralelos cuyos espesores varían de 4 a 20 cm. Los mismos se identifican fácilmente por el alto porcentaje de valvas de moluscos que sobrepasa, en la mayoría de los casos, el 50% en peso con respecto al material lítico.

El contenido macrofaunístico consiste en 58 especies de gastrópodos y 49 especies de bivalvos, además de la fauna asociada compuesta por poliplacóforos, escafópodos, anélidos, briozoos, cirripedios, decápodos y pennatuláceos. La microfauna está representada por foraminíferos y ostrácodos (Farinati, 1985b).

De las 107 especies de moluscos registrados en los cordones litorales holocenos, el 35% (38 especies) corresponden a micromoluscos, es decir, aquellos cuyo tamaño es inferior a 10 mm, pero que por su abundancia constituyen un componente importante de la malacofauna de los cordones (Farinati, 1993, 1994).

En 22 especies de micromoluscos se registran signos de bioerosión sobre sus valvas, tanto bajo la forma de orificios como de grabados. Entre los taxones de moluscos presentes, *Littoridina australis* d'Orbigny se destaca como la especie dominante (80-90%). Se trata de una especie salobre genuina con una variabilidad morfológica muy grande que representaría adaptaciones a diferentes condiciones ambientales, principalmente de salinidad (Aguirre y Farinati, 2000).

Otros micromoluscos que presentan signos de actividad bioerosiva son *Anachis isabellei* (d'Orbigny), *Anachis obesa* (C.B. Adams), *Anachis avara* (Say), *Olivella tehuelcha* (Duclos), *Olivella plata* (Ihering), *Natica isabelleana* d'Orbigny, *Mangelia gazellae* Strebel, *Crepidula protea* d'Orbigny, *Odostomia multituberculata* (Castellanos) entre los gastrópodos y *Erodona mac-troides* Bosc, *Corbula lyoni* Pilsbry, *Carditamera guppyi* (Dall), *Petricola lapicida* (Chemnitz), *Nucula obliqua* Lamarck, *Nuculana whitensis* Farinati, *Corbula patagonica* d'Orbigny, *Macra isabelleana* d'Orbigny, *Crassinella lunulata* (Conrad), *Gouldia camacho* Farinati, *Sphenia hatcheri* Pilsbry, *Glycymeris longior* (Sowerby) entre los bivalvos.

El material estudiado se encuentra depositado en la Cátedra de Paleontología Estratigráfica del

Departamento de Geología de la Universidad Nacional del Sur bajo la numeración PI-UNS (3083-3130).

Estructuras bioerosivas

Orificios

Si bien la capacidad para secretar un exoesqueleto calcáreo protector es una característica destacable de los moluscos, lo es también, irónicamente, la habilidad con la que los mismos perforan las valvas de otros bivalvos y gastrópodos (Carriker, 1981).

El interés por el estudio de los organismos que penetran sustratos duros calcáreos data de muchos siglos. En este sentido, Aristóteles, hace 2300 años reconoció que los gastrópodos marinos predadores poseen la capacidad para realizar orificios en otras valvas.

Los micromoluscos (gastrópodos y bivalvos) constituyen una presa muy común de los gastrópodos perforantes que pertenecen a distintas familias como Naticidae, Muricidae entre otras y cuya característica común es el hábito alimenticio carnívoro de alguna o de todas sus especies (Carter, 1968; Bishop, 1975).

En general, los naticidos producen orificios sobre organismos infaunales, mientras que los murícidos predominan sobre los epifaunales (Bromley, 1981; Harper *et al.*, 1998).

Los orificios son efectuados por abrasión mecánica mediante la rádula y por la acción química de sustancias segregadas por el animal predador que disuelven el carbonato de calcio del esqueleto atacado.

Los mecanismos de penetración de la valva y de alimentación de los gastrópodos naticidos y murícidos han sido ampliamente estudiados, en diferentes zonas geográficas del mundo, tanto en los moluscos vivientes como en el registro fósil (Sohl, 1969; Carriker y Williams, 1978; Carriker, 1981; Taylor *et al.*, 1983; Hoffman y Martinell, 1984; Buatois *et al.*, 2002). Por su parte, Gordillo (1994) estudió y aportó los primeros datos sobre predación en bivalvos subfósiles y actuales del canal Beagle. Pastorino e Ivanov (1996) analizaron detalladamente las marcas de predación producidas por naticidos en las valvas de *Mactra isabelleana* y *Glycymeris longior* del Cuaternario marino de la costa de la provincia de Buenos Aires.

En los cordones de conchilla holocenos considerados se determinan dos especies de gastrópodos carnívoros, perforadores de exoesqueletos calcáreos: *Natica isabelleana* d'Orbigny (Fam. Naticidae) y *Urosalpinx cala* (Pilsbry) (Fam. Muricidae) que sobre la totalidad de las especies representan el 1,8% de la

malacofauna. En el material estudiado no se registraron representantes de otras familias de gastrópodos predadores como Cassidae y Capulidae.

Los orificios presentes en las valvas de los micromoluscos y que fueron realizados en vida de los mismos por gastrópodos predadores como mecanismo de alimentación, son considerados desde el punto de vista etológico de las trazas fósiles, como estructuras de predación o Praedichnia (Ekdale, 1985).

Con relación a las diferentes características morfológicas de los efectos de la predación, Bromley (1981) estableció el icnogénero *Oichnus* para aquellas perforaciones de origen biogénico, de formatos circulares o subcirculares que se llevan a cabo sobre sustratos duros con dos icnoespecies *simplex* y *paraboloides*.

Icnología sistemática

Icnogénero *Oichnus* Bromley, 1981

Icnoespecie tipo. *Oichnus simplex* Bromley, 1981.

Oichnus simplex Bromley, 1981

Figuras 2.A-O

1981. *Oichnus simplex* Bromley, págs. 60-61, lám. 3, fig. 3.

1987. *Oichnus simplex* Bromley; Mayoral, 50, lám. 1, figs. 23 y 26-29.

1989. *Oichnus simplex* Bromley; Martinell, pág. 208, fig. 2.

1992. *Oichnus simplex* Bromley; Batllori y Martinell, pág. 24.

Descripción. Orificios de contorno circular, de forma cilíndrica o subcilíndrica con el eje más o menos perpendicular a la superficie del sustrato. El agujero puede pasar en forma recta a través de la valva cuando ésta es delgada o presentar una pequeña aureola que rodea al orificio en forma de depresión muy superficial.

Dimensiones. El diámetro promedio es entre 0,8 - 0,1 mm.

Distribución estratigráfica. Cámbrico-Reciente.

Oichnus paraboloides Bromley, 1981

Figuras 2.P-Y

1981. *Oichnus paraboloides* Bromley, 62, plate 1, figs. 4-5.

1987. *Oichnus paraboloides* Bromley; Mayoral, 50, lám. 1, figs. 1-22 y 24-25

1989. *Oichnus paraboloides* Bromley; Martinell, pág. 208, fig. 2.

1992. *Oichnus paraboloides* Bromley; Batllori y Martinell, pág. 24.

Descripción. Orificios de contorno esférico paraboloide, de forma troncocónica. Presentan un borde biselado que determina que las perforaciones tengan un diámetro mayor y otro menor.

Dimensiones. Diámetro externo: 1,3-1,8 mm; diámetro interno: 0,8-1 mm.

Distribución estratigráfica. Cámbrico-Reciente.

Observaciones. En los gastrópodos, para la ubicación de los orificios se tuvo en cuenta el eje axial que divide a la conchilla en una zona derecha e izquierda, apreciándose que los orificios se hallan mayoritariamente en la zona izquierda de la misma. Respecto al anfracto perforado se destaca el claro dominio de orificios realizados en la parte media del penúltimo anfracto, debido tal vez a la morfología más globosa y equidistante entre dos líneas de sutura (figuras 2.A, B, D). Menos frecuentes son las perforaciones ubicadas sobre la línea de sutura (figuras 2.C, E) o en la parte posterior (figuras 2.C, G, H).

Es importante señalar que tanto en las valvas de *Littoridina australis*, como en las del resto de los gastrópodos, no se han encontrado en ningún caso orificios incompletos es decir, aquéllos que no penetran totalmente el espesor de las valvas. Probablemente, el motivo por el cual las valvas de *L. australis* y de los demás gastrópodos no presentan perforaciones incompletas se deba a causas etológicas de cada especie de predador o de la presa y quizás también por la menor capacidad de escape de estas últimas.

En el presente estudio, se destaca un ejemplar de *Natica isabelleana* que manifiesta una perforación completa ubicada en la última vuelta, próxima a la región umbilical (figura 2.O). De acuerdo con Dietl y Alexander (2000), este efecto de canibalismo en los naticidos constituye una compleja interacción debido a la alta movilidad que posee la potencial presa.

En los gastrópodos, los casos de perforaciones múltiples (figura 2.L) son muy raros ya que por lo general presentan un único orificio. Según Batllori y Martinell (1992), el hecho de que no haya conchillas con varios orificios conduce a interpretar que el predador es capaz de distinguir entre una valva ocupada y una valva vacía. La presencia de múltiples orificios puede deberse a repetidos intentos por uno o distintos predadores que atacan en equipo (Kitchell *et al.*, 1986).

Respecto al lugar de ataque en los bivalvos, numerosos trabajos (Reyment, 1966; Hoffman y

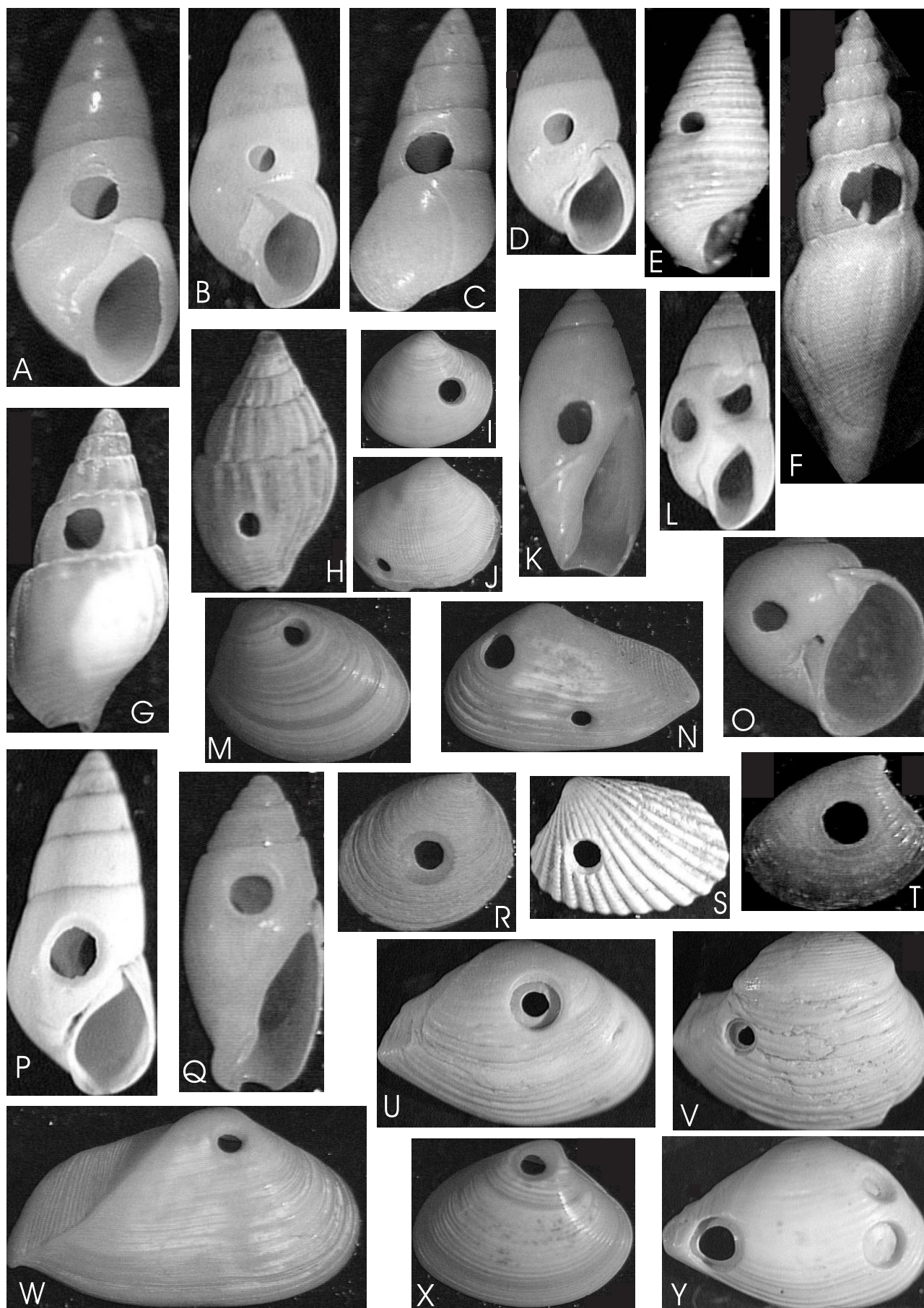
Martinell, 1984; Batllori y Martinell, 1992; Gordillo, 1994; Pastorino e Ivanov, 1996) han demostrado cuál es el sitio más frecuente elegido por los gastrópodos predadores. En los micromoluscos estudiados, los orificios están ubicados en la zona umbonal (figuras 2.M, W, X), ventral (figura 2.J, N y figura 3.B), anterior (figura 2. N), posterior (figuras 2.V, Y y figura 3. B) y central de las valvas (figuras 2.R, T, U) sin que pueda apreciarse ninguna preferencia sobre el lugar de ataque. No se han registrado orificios en la línea de unión de las dos valvas. Tampoco hay predominio por una determinada valva en particular, ya sea derecha o izquierda, lo cual quizás se relacione con la característica equivalva de la mayoría de las especies involucradas.

Asimismo, en los bivalvos, es más frecuente hallar múltiples orificios que de acuerdo con Kitchell *et al.* (1986), se estima deben haber sido realizados por el ataque en equipo de varios depredadores dadas las diferencias de diámetro de las distintas perforaciones (figura 2.N y figura 3.C) o debido a repetidos intentos efectuados por un mismo depredador si los orificios son de igual diámetro (figura 3.B). Según Hoffman y Martinell (1984), las múltiples perforaciones pueden deberse también a la mayor capacidad de escape de los bivalvos o a la interrupción accidental de la actividad predatora luego que el orificio ha sido completado pero antes que haya comenzado la alimentación por parte del predador.

También es común la presencia de perforaciones incompletas que demostrarían el fracaso o intento fallido por parte del predador, probablemente como consecuencia del uso del recurso de enterramiento del que disponen los bivalvos semi-infaunales. Estas perforaciones incompletas (figura 2.Y y figura 3.A) presentan el fondo plano, liso y sin ninguna protuberancia central.

Finalmente, se destaca que en los micromoluscos, los orificios producidos por predación son más frecuentes que en bivalvos y gastrópodos de mayores dimensiones (Farinati *et al.*, 2002) sugiriendo un mayor éxito en la predación cuanto más pequeña es la presa.

Figura 2. A-O. *Oichnus simplex* Bromley sobre/ *Oichnus simplex* Bromley on: A, *Littoridina australis* d'Orbigny, x 11, PI-UNS 3083; B, *Littoridina australis* d'Orbigny, x 11, PI-UNS 3084; C, *Littoridina australis* d'Orbigny, x 9, PI-UNS 3085; D, *Littoridina australis* d'Orbigny, x 11, PI-UNS 3086; E, *Odostomia multituberculata* (Castellanos), x 11, PI-UNS 3087; F, *Mangelia gazellae* Strebel, x 9, PI-UNS 3088; G, *Anachis obesa* (C.B. Adams), x 9, PI-UNS 3089; H, *Anachis isabellei* (d'Orbigny), x 10, PI-UNS 3090; I, *Gouldia camacho* Farinati, x 3,4, PI-UNS 3091; J, *Petricola lapicida* (Chemnitz), x 4, PI-UNS 3092; K, *Olivella tehuelcha* (Duclos), x 8,3, PI-UNS 3093; L, *Littoridina australis* d'Orbigny, x 14, PI-UNS 3094; M, *Nucula obliqua* Lamarck, x 5, PI-UNS 3095; N, *Corbula lyoni* Pilsbry, x 4,4, PI-UNS 3096; O, *Natica isabelleana* d'Orbigny, x 9, PI-UNS 3097; P-Y, *Oichnus paraboloides* Bromley sobre / *Oichnus paraboloides* Bromley on: P, *Littoridina australis* d'Orbigny, x 10, PI-UNS 3098; Q, *Olivella plata* (Hering), x 6, PI-UNS 3099; R, *Glycymeris longior* (Sowerby), x 6,4, PI-UNS 3100; S, *Carditamera guppyi* (Dall), x 7, PI-UNS 3101; T, *Crassinella lunulata* (Conrad), x 10, PI-UNS 3102; U, *Erodona mactroides* Bosc, x 6,2, PI-UNS 3103; V, *Corbula patagonica* d'Orbigny, x 4,7 PI-UNS 3104. W, *Corbula lyoni* Pilsbry, x 10, PI-UNS 3105; X, *Gouldia camacho* Farinati, x 4,4, PI-UNS 3106; Y, Perforaciones incompletas de *Oichnus* isp. sobre *Erodona mactroides* Bosc, x 8, PI-UNS 3107, incomplete borings of *Oichnus* isp. on *Erodona mactroides* Bosc.



Grabados

Entre la variedad de organismos marinos que tienen la habilidad de raspar o grabar la superficie de sustratos calcáreos, figuran los briozoos, organismos epiesclerozoos (Taylor y Wilson, 2003) que se han adaptado a vivir sobre sustratos duros como las valvas de los moluscos. De este modo, las estructuras superficiales que generan, en forma de diminutas marcas, se denominan grabados (Bromley, 1992).

La actividad bioerosiva de los briozoos que deja estructuras de incrustación y perforaciones microscópicas sobre la superficie donde se adhieren permite deducir la presencia del grupo allí, donde la falta de esqueleto preservable y /o los procesos tafonómicos hacen imposible el hallazgo directo (Domènech y Martinell, 1996).

El mecanismo de grabado producido por numerosos clados de briozoos es desconocido y si bien hay muchos géneros de varias familias que los generan, la predisposición al mismo puede variar aun dentro de una misma especie (Taylor *et al.*, 1999).

Los grabados se encuentran fundamentalmente sobre las valvas de *Littoridina australis* d'Orbigny registrándose también en otros micromoluscos como *Anachis isabellei* (d'Orbigny), *Anachis obesa* (B.B. Adams), *Anachis avara* (Say), *Crepidula protea* d'Orbigny entre los gastrópodos y en *Erodona mactroides* Bosc, *Corbula patagonica* d'Orbigny, *Corbula lyoni* Pilsbry, *Mactra isabelleana* d'Orbigny, *Nucula obliqua* Lamarck, *Petricola lapicida* (Chemnitz) entre los bivalvos.

Los grabados realizados por briozoos, tanto en vida como postmortem de los micromoluscos, en búsqueda de refugio o protección, son considerados desde el punto de vista etológico de las trazas fósiles, como estructuras de habitación o Domichnia (Seilacher, 1953).

Taylor *et al.* (1999) describieron el icnogénero *Leptichnus* con dos icnoespecies *peristroma* y *dromeus*

para grabados de briozoos cheilostomados sobre sustratos calcáreos.

ICNOLOGÍA SISTEMÁTICA

ICNOGÉNERO *Leptichnus* Taylor, Wilson y Bromley, 1999

ICNOESPECIE TIPO. *Leptichnus peristroma* Taylor, Wilson y Bromley, 1999.

Leptichnus dromeus Taylor, Wilson y Bromley, 1999
Figuras 3.D-Q

1999. *Leptichnus dromeus* Taylor, Wilson y Bromley, pág. 600, fig. 1B.

Descripción. Hoyos de forma elíptica dispuestos en forma uniseriada; a veces con un delgado surco que se extiende entre los hoyos pero nunca los enlaza. Los hoyos tienen su eje mayor congruente con la dirección lineal de las series. Las ramas de series dan comúnmente nuevas series uniseriadas.

Dimensiones. Eje mayor: 0,4-0,8 mm; eje menor: 0,2-0,3 mm.

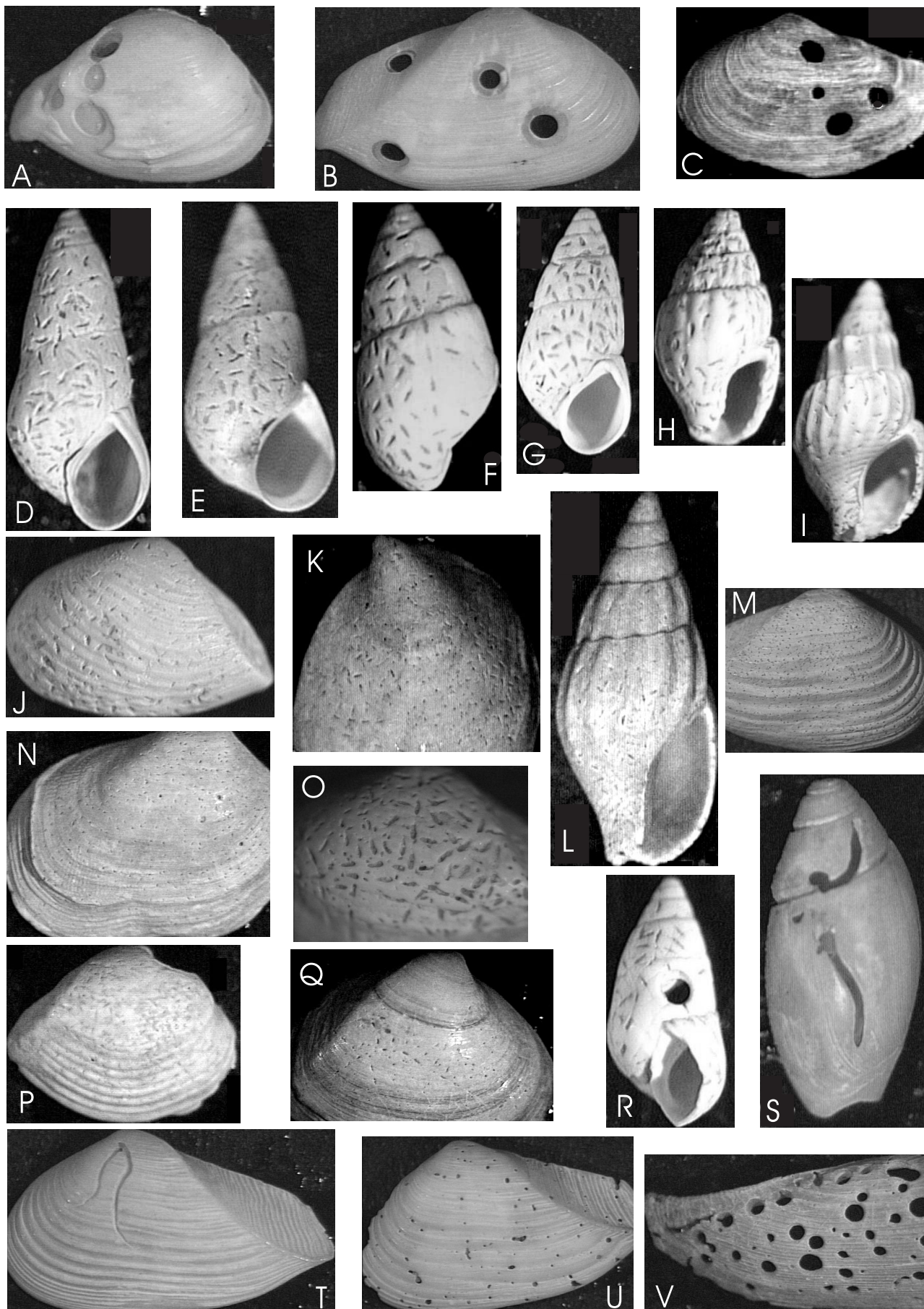
Distribución estratigráfica. Cretácico superior-Reciente.

Observaciones. En los gastrópodos afectados por grabados de *Leptichnus*, éstos cubren completamente toda la superficie de la valva, desde el ápice hasta la abertura (figuras 3.D, E, F), considerándose que en aquellos casos en que se presentan grabados en el labro, éstos han sido realizados *postmortem* (figuras 3.H, I).

En los bivalvos, los grabados se distribuyen por toda la superficie valvar (figuras 3.J, M,) o con preferencia en la región umbonal (figuras 3.O, P).

Bishop (1988) ha estimado que las valvas desarticuladas de los bivalvos cuya posición se presenta con la convexidad hacia arriba son más estables hidrodi-

Figura 3. A, Perforaciones incompletas de *Oichnus* isp. sobre *Erodona mactroides* Bosc, x 6,2, PI-UNS 3108; incomplete borings of *Oichnus* isp. on *Erodona mactroides* Bosc. B, Perforaciones múltiples de *Oichnus paraboloides* sobre *Corbula lyoni* Pilsbry, x 5 PI-UNS 3109; multiple borings on *Corbula lyoni* Pilsbry. C, Perforaciones múltiples de *Oichnus simplex* sobre *Sphenia hatcheri* Pilsbry, x 9, PI-UNS 3110; multiple borings on *Sphenia hatcheri* Pilsbry. D-R, *Leptichnus dromeus* Taylor, Wilson y Bromley sobre / *Leptichnus dromeus* Taylor, Wilson and Bromley on: D, *Littoridina australis* d'Orbigny, x 10, PI-UNS 3111; E, *Littoridina australis* d'Orbigny, x 10, PI-UNS 3112; F, *Littoridina australis* d'Orbigny, x 10, PI-UNS 3113; G, *Littoridina australis* d'Orbigny, x 9,6, PI-UNS 3114; H, *Anachis isabellei* (d'Orbigny), x 10, PI-UNS 3115; I, *Anachis obesa* (C.B.Adams), x 7, PI-UNS 3116; J, *Erodona mactroides* Bosc, x 7, PI-UNS 3117; K, *Crepidula protea* d'Orbigny, x 3, PI-UNS 3118; L, *Anachis avara* (Say), x 5,5, PI-UNS 3119; M, *Corbula lyoni* Pilsbry, x 4, PI-UNS 3121; N, *Petricola lapicida* (Chemnitz), x 5, PI-UNS 3122; O, *Corbula patagonica* d'Orbigny, x 8,8, PI-UNS 3123; P, *Corbula patagonica* d'Orbigny, x 5,3, PI-UNS 3124; Q, *Mactra isabelleana* d'Orbigny, x 4,5, PI-UNS 3125; R, *Oichnus* isp. y *Leptichnus dromeus* juntos sobre *Littoridina australis* d'Orbigny, x 9,4, PI-UNS 3126; *Oichnus* isp. and *Leptichnus dromeus* simultaneously on *Littoridina australis* d'Orbigny; S-T, *Maeandropolydora* isp. sobre / *Maeandropolydora* isp. on: S, *Olivella tehuelcha* (Duclos), x 5, PI-UNS 3127; T, *Corbula lyoni* Pilsbry, x 4,8, PI-UNS 3128; U, *Entobia* isp. sobre / *Entobia* isp. on *Corbula lyoni* Pilsbry, x 4,8, PI-UNS 3129; V, *Productor incier-to*, probablemente un nematode sobre / *Unknown producer, perhaps a nematode* on *Nuculana whitensis* Farinati, x 3,5, PI-UNS 3130.



námicamente como sustratos para la incrustación que aquéllas que se encuentran con la convexidad hacia abajo, por ser éstas fácilmente transportables por las corrientes. Sin embargo, Boekschoten (1966) notó que los grabados de briozoos cheilostomados se encuentran casi siempre en el lado interno de las valvas de los bivalvos, restringido a la parte central más profunda, lo cual puede reflejar la ecología críptica de los briozoos. Al respecto, en los bivalvos aquí analizados, los grabados aparecen siempre en la superficie externa de las valvas, señalando que los mismos pudieron realizarse tanto en vida como *postmortem* cuando las valvas adquirieron su posición más estable.

Leptichnus, como la mayoría de las trazas fósiles, es indicador de organismos no preservados como cuerpos fósiles, ya que los esqueletos calcáreos de los briozoos cheilostomados a menudo son destruidos, sobre todo aquellas especies débilmente mineralizadas o compuestas por aragonita metaestable propensa a la disolución diagenética.

Por otra parte, los esqueletos de briozoos pueden ser removidos por bioerosión por el pastoreo de gastrópodos, chitones, equinoideos, o bien ser depositados en ambientes donde la presencia de limo o arena oblitera el esqueleto. También las colonias pueden separarse o caerse del sustrato cuando su bioadhesión se debilita después de la muerte y de este modo, el único registro que queda de estos briozoos perdidos es la presencia de la traza fósil (Taylor *et al.*, 1999).

Así como las estructuras bioerosivas de predación (orificios) son más frecuentes en micromoluscos que en moluscos de mayores tamaños, un efecto semejante se determina con los grabados. Resulta frecuente observar ejemplares de *Littoridina australis* que presentan simultáneamente sobre su conchilla grabados de briozoos (*Leptichnus*) y orificios (*Oichnus*) (figura 3.R) pudiéndose inferir que el ataque del gastrópodo ha sido anterior a la instalación del briozoo ya que el primero es mortal al atravesar completamente la pared de la conchilla de la presa. De este modo, las valvas de los organismos muertos, depositadas sobre el fondo pueden servir como sustrato para los briozoos en búsqueda de refugio.

Otros casos de bioerosión

En forma minoritaria, otros signos de bioerosión han sido observados también en los micromoluscos debido a la actividad de anélidos y esponjas. De este modo, la presencia de *Maeandropolydora* isp. sobre *Olivella tehuelcha* (figura 3.S) y sobre *Corbula lyoni* (figura 3.T) evidencia la actividad perforadora producida por anélidos. Se trata de surcos cilíndricos, de for-

mas sinuosas, con dos aberturas que recorren la superficie valvar.

Por otra parte, la presencia de esponjas perforantes atribuidas a *Entobia* isp. sobre valvas de *Corbula lyoni* (figura 3.U) queda demostrada por perforaciones circulares sobre toda la superficie valvar. Sobre valvas de *Nuculana whitensis* (figura 3.V) se presenta la traza de un productor incierto, probablemente un nematode.

Maeandropolydora isp. y *Entobia* isp. se interpretan como estructuras de habitación (*Domichnia*) y al igual que el resto de los icnofósiles son indicadoras de la existencia de organismos de cuerpo blando cuando éstos no han llegado a fosilizar.

Conclusiones

Los micromoluscos muestran rasgos tafonómicos que ponen en evidencia las condiciones ambientales que los afectaron durante la permanencia en su hábitat original. Los motivos principales que llevan a los organismos a efectuar procesos bioerosivos son alimentación y búsqueda de refugio y las trazas fósiles resultantes de dicha actividad son los orificios y los grabados.

Desde el punto de vista etológico, las trazas fósiles estudiadas se agrupan en dos categorías: estructuras de predación (*Praedichnia*): *Oichnus simplex* y *Oichnus paraboloides* y estructuras de habitación (*Domichnia*): *Leptichnus dromeus*. En el primer caso, los procesos de bioerosión se producen en vida del animal y son el resultado de fenómenos de coacción, lo que hace particularmente interesante el estudio de las estructuras bioerosivas para los análisis paleoecológicos.

A pesar de la escasa diversidad de gastrópodos perforadores registrados, son abundantes las manifestaciones de sus efectos predadores. Los gastrópodos predados presentan un único orificio, mientras que en los bivalvos hay orificios múltiples e incompletos.

Tanto los gastrópodos como los bivalvos, son susceptibles de ser grabados por los briozoos cheilostomados al ser utilizados como sustratos para la incrustación. En todos los casos, los grabados aparecen siempre en la superficie externa de los micromoluscos y se atribuyen a *Leptichnus dromeus*.

Las estructuras de habitación (*Leptichnus*, *Maeandropolydora*, *Entobia*) producidas tanto en vida como *postmortem*, demuestran que las valvas o el material esquelético han sido utilizados como sustratos para refugio o vivienda y son indicadoras del grado de alteración bioestratinómica sufrida por los micromoluscos durante el período de exposición en la interfase agua-sedimento, previo a su depositación final en los cordones litorales.

Agradecimientos

El presente trabajo fue financiado a través de un proyecto otorgado por la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina y por un subsidio de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica. Se agradece la lectura crítica del manuscrito realizada por Jordi Martinell y a G. Lizasoain por el soporte digital del mapa de ubicación.

Bibliografía

- Aguirre, M.L. y Farinati, E. 2000. Aspectos sistemáticos, de distribución y paleoambientales de *Littoridina australis* (d'Orbigny, 1835) (Mesogastropoda) en el Cuaternario marino de Argentina (Sudamérica). *Geobios* 33: 569-597.
- Aliotta, S. y Farinati, E. 1990. Stratigraphy of Holocene sand-shell ridges in the Bahía Blanca Estuary, Argentina. *Marine Geology* 94: 353-360.
- Batlloori, J. y Martinell, J. 1992. Actividad predatora en moluscos del Mioceno del Penedès (Catalunya). *Revista Española de Paleontología* 7: 24-30.
- Bishop, G.A. 1975. Traces of predation. En: R. Frey (ed.), *The study of Trace Fossils*. Springer-Verlag, New York, pp. 261-281.
- Bishop, J. D. 1988. Disarticulated bivalve shells as substrates for encrustation by the bryozoan *Cribilina puncturata* in the Plio-Pleistocene red crag of eastern England. *Palaeontology* 31: 237-253.
- Boekschoten, G.J. 1966. Shell borings of sessile epibiontic organisms as paleoecological guides (with examples from the Dutch coast). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 2: 333-379.
- Bromley, R.G. 1981. Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta Geologica Hispanica* 16: 55-64.
- Bromley, R.G. 1992. Bioerosion: Eating Rocks for Fun and Profit. En: C.G. Maples y R.R. West (eds.), *Trace Fossils*. Paleontological Society, Short Courses 5: 121-129.
- Buatois, L., Mángano, G. y Aceñolaza, F. 2002. *Trazas Fósiles. Señales de comportamiento en el Registro Estratigráfico*. Edición Especial MEF N° 2, 382 pp.
- Carriker, M.R. 1981. Shell penetration and feeding by naticacean and muricacean predatory gastropods: a syntesis. *Malacologia* 20: 403-422.
- Carriker, M.R. y Williams, L.G. 1978. The chemical mechanism of shell dissolution by predatory boring gastropods: a review and an hypothesis. *Malacologia* 17: 143-156.
- Carter, R.M. 1968. On some predators of bivalved Mollusca. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 4: 29-65.
- Dietl, G.P. y Alexander, R.R. 2000. Post-Miocene Shift in Stereotypic Naticid predation on confamilial prey from the Mid-Atlantic Shelf: Coevolution with dangerous prey. *Palaos* 15: 414-429.
- Domènech, R. y Martinell, J. 1996. *Introducción a los fósiles*. Masson S.A., 288 pp.
- Ekdale, A.A. 1985. Paleocology of the marine endobenthos. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 50: 63-81.
- Farinati, E. 1985a. Radiocarbon dating of Holocene marine deposits, Bahía Blanca area, Buenos Aires Province, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctica Peninsula* 3: 197-206.
- Farinati, E. 1985b. Paleontología de los sedimentos marinos holocenos de los alrededores de Bahía Blanca, Provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 21: 211-222.
- Farinati, E. 1993. Pyramidellidos (Mollusca, Gastropoda) en sedimentos holocenos de Bahía Blanca, Argentina. *Ameghiniana* 30: 297-310.
- Farinati, E. 1994. Micromoluscos (Gastropoda y Bivalvia) del Holoceno del área de Bahía Blanca, Argentina. *Ameghiniana* 31: 303-315.
- Farinati, E., Spagnuolo, J. y Aliotta, S. 2002. Bioerosion and dissolution of molluscs in Holocene deposits in the Bahía Blanca Estuary, Argentina. En: M. De Renzi *et al.* (eds.), *Current Topics on Taphonomy and Fossilization*, pp. 193-198.
- Feige, A. y Fürsich, F.T. 1991. Taphonomy of the Recent molluscs of Bahía La Choya (Gulf of California, Sonora, México). *Zitteliana* 18: 89-133.
- González, M.A. 1989. Holocene levels in the Bahía Blanca Estuary, Argentina Republic. *Journal of Coastal Research* 5: 65-77.
- Gordillo, S. 1994. Perforaciones en bivalvos subfósiles y actuales del Canal Beagle, Tierra del Fuego. *Ameghiniana* 31: 177-185.
- Harper, E., Forsythe, G. y Palmer, T. 1998. Taphonomy and Mesozoic marine revolution: Preservation state masks the importance of boring predators. *Palaos* 13: 352-360.
- Hoffman, A. y Martinell, J. 1984. Prey selection by gastropods in the Pliocene of Emporda (Northeast Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 7: 393-399.
- Kitchell, J.A., Boggs, C.H., Rice, J.A., Kitchell, J.F., Hoffman, A. y Martinell, J. 1986. Anomalies in naticid predatory behavior: a critique and experimental observations. *Malacologia* 27: 291-298.
- Martinell, J. 1989. Interacción organismos/sustrato duro: la bioerosión y sus implicaciones. En: E. Aguirre (ed.), *Paleontología*, Colección "Nuevas Tendencias", pp. 205-222.
- Mayoral, E. 1987. Acción bioerosiva de mollusca (Gastropoda, Bivalvia) en el Plioceno inferior de la cuenca del Bajo del Guadalquivir. *Revista Española de Paleontología* 2: 49-58.
- Pastorino, G. e Ivanov, V. 1996. Marcas de predación en bivalvos del Cuaternario marino de la costa de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *IBERUS* 14: 93-101.
- Reyment, R. A. 1966. Preliminary observations on gastropod predation in the western Niger Delta. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeogeography* 2: 81-102.
- Seilacher, A. 1953. Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 96: 421-452.
- Sohl, N.F. 1969. The Fossil Record of shell boring by Snails. *American Zoologist* 9: 725-734.
- Taylor, J.D., Cleavelly, R.J. y Morris, N.J. 1983. Predatory gastropods and their activities in the Blackdown Greensand (Albian) of England. *Palaeontology* 26: 521-553.

- Taylor, P.D. y Wilson, M.A. 2003. Paleoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews* 62: 1-103.
- Taylor, P.D., Wilson, M. y Bromley, R. 1999. A new ichnogenus for etchings made by cheilostome bryozoans into calcareous substrates. *Palaeontology* 42: 595-604.
- Warne, J.E. 1975. Borings as trace fossils and the processes of marine bioerosion. En: R. Frey (ed.), *The study of Trace Fossils*, Springer-Verlag, New York, pp. 181-227.

Recibido: 17 agosto de 2004.

Aceptado: 23 de marzo de 2005.